西沙群岛草海桐（*Scaevola sericea*）的抗逆生物学特性

徐贝贝[1,2]，刘楠[1]，任海[1]，王馨慧[1,3]，刘念[2]，简曙光[1*]

（1.广东省应用植物学重点实验室，中国科学院华南植物园，广州 510650；2.仲恺农业工程学院，广州 510225；3.中国科学院大学，北京，100049）

摘　要：热带珊瑚岛由于光照强、季节性干旱明显、土壤贫瘠、保水能力差而少有植物生长。草海桐（*Scaevola sericea*）是一种典型的热带滨海植物，是西沙群岛珊瑚岛植被中的主要建群种，在海岛和海岸带防风固沙及植被生态恢复等方面发挥重要作用。该文对西沙群岛自然环境下草海桐的形态解剖学特征、抗氧化能力、抗逆性物质含量及营养元素含量等进行了研究，结果发现：草海桐具有阳生性植物特征，叶片及上表皮厚、气孔密度小、导管直径及水力导管直径大，有利于其适应珊瑚岛干旱环境；其体内的超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性相较于其他受胁迫植物高，脱落酸含量也较高，表明草海桐对珊瑚岛环境具有较强的适应性及抗逆性；其根际土壤养分含量偏低，但植物体内营养元素含量较高，表明草海桐对土壤养分的利用效率高。研究结果表明，草海桐能够很好地适应干旱、贫瘠的珊瑚砂环境，具有较强的抗逆及适应能力，这为草海桐的引种驯化及开发利用提供了重要基础资料。

关键词：草海桐，形态解剖特征，抗逆性，营养元素

中图分类号：Q948　　文献标识码：A

DOI：10.11931/guihaia.gxzw201711012

The stress resistance biological characteristics of *Scaevola sericea* growing in Paracel Islands

XU Beibei[1,2], LIU Nan[1]，REN Hai[1]，WANG Xinhui[1,3]，LIU Nian[2]，JIAN Shuguang[1*]

(1. *Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences,* 510650, Guangzhou, China; 2.*Zhongkai University of Agriculture and Engineering,* 510225, Guangzhou, China; 3.*University of Chinese Academy of Sciences,*100049, Beijing, China)

Abstract: There are few plants in tropical coral islands because of hard light, obvious seasonal drought, barren soil and poor water retention capacity of soil. As a typical coastal plant species and the main constructive species of coral island vegetation in Paracel Islands, *Scaevola sericea* plays important roles in sand-fixation, wind resistance and ecological restoration on the vegetation in islands and coastal zones. In this study, we analyzed the morphological and anatomical characteristics, antioxidant capacity, resistant substance contents and nutrients composition of *S. sericea* growing in the natural habitat in Paracel Islands. The results showed that *S. sericea* is a

[1]**基金项目：**国家重点研发计划项目（2016YFC1403002）；中国科学院 A 类战略性先导科技专项（XDA13020500）；“十二五”农村领域国家科技计划项目（2015BAL04B04）；广东省科技计划项目（2016A030303044）[Supported by National Key Research and Development Program(2016YFC1403002)；Strategic Priority Research Program of the Chinese A-cademy of Sciences(XDA13020500)；National Science and Technology Program of during the 12th Five-year Plan(2015BAL04B04)；Guangdong Key Technology Program(2016A030303044)]。

作者简介：徐贝贝（1993-），女，河南省禹州人，硕士研究生，主要从事植物生态学相关研究，（E-mail）xubeibei@scbg.ac.cn。

***通信作者：**简曙光，博士，研究员，主要从事植物生态学及珍稀濒危植物保护生物学相关研究，（E-mail）jiansg@scbg.ac.cn。

heliophyte with thick leaf and epicuticle, low stomatal density and large vessel diameter and hydraulically weighted vessel diameter, which helps *S. sericea* adapt to the drought, high temperature and intense light irradiation. The activity of superoxide dismutase and catalase is higher than that of other plants under stress, and its high content of abscisic acid in the leaves revealed that *S. sericea* has strong adaptability and resistance. The content of nutrient elements in the leaves of *S. sericea* were higher than that in rhizosphere soil, indicating that *S. sericea* has strong stress resistance and good adaptability to the arid and barren environment. Therefore, the results from this study are very useful for introduction, domestication, exploitation and utilization of *S. sericea*.

Key words: *Scaevola sericea*，morphological and anatomical characteristics，resistance，nutrient element

草海桐（*Scaevola sericea*），又称羊角树、水草仔、细叶水草，是草海桐科（Goodeniceae）草海桐属（*Scaevola* L.）多年生常绿亚灌木植物，偶为小乔木，为典型的滨海植物。草海桐在世界上主要分布于日本（琉球）、马达加斯加、东南亚、夏威夷、大洋洲热带、密克罗尼西亚，在我国主要分布于广东、海南、福建、台湾等地区（郭艳等，2016），通常生长在滨海开阔的砂地或海岸峭壁上。



图 1 草海桐花（A）、全株（B）及海岸群落（C）

Fig.1 The flowers（A）, whole plant（B）and community in coastal zone（C）of *Scaevola sericea*

草海桐茎直立或铺散，枝中空，有时枝上生根，光滑无毛，叶腋处密生白色须毛。叶片稍肉质，螺旋状排列，大部分集中于分枝顶端，颇像海桐花，无柄或具短柄，匙形至倒卵形，长 10~22 cm，宽 4~8 cm，基部楔形，顶端圆钝，平截或微凹，全缘或边缘波状，无毛或背面有疏柔毛。聚伞花序腋生，长 1.5~3 cm，基部有长须毛；花梗与花之间有关节；花萼无毛，筒部倒卵状，裂片条状披针形，长 2.5 mm；花冠白色或淡黄色，长约 2 cm，筒部细长，后方开裂至基部，花柱从裂处伸出，花瓣边缘疏生不规则缘毛。果实为卵球状核果，白色，两条径向沟槽将果实分为 2 爿，2 室，每室有一粒种子。花果期 4—12 月（中国植物志，2004）。

草海桐花型独特，树形优美，可作园林观赏植物进行开发，并且生长迅速，有极强的适应性，也可作为海岛与海岸带防风固沙植被的备选树种（图 1）。草海桐还含有多种次生代谢产物，具有重要的药用价值，可以治疗白内障、胃病、鳞状皮肤癣，刀伤及动物咬伤，并有改善眼部疼痛、避孕等功能（李敏等，2015）。

目前对滨海植物的生态生物学特性已有一些研究（王瑞江和任海，2017），对草海桐的研究主要集中于功能基因的发掘（郭艳等，2016）、化学成分及抑菌活性（李敏等，2015）、繁育及种植技术（王瑾，2015）、系统进化位置（粟米等，2016）等方面的研究，尚缺乏对草海桐在原生环境下的生态生物学特性的研究，这也限制了该物种的开发利用。本文以西沙群岛的野生草海桐为对象，对其形态解剖学特征、抗氧化能力、抗逆性物质含量及营养元素含量等生态及生物学特性进行了测定和分析，以期为其引种驯化及开发利用提供基础资料。

1. 材料与方法

1.1 研究材料及研究地区概况

草海桐材料采自西沙群岛的东岛。东岛位于我国海南省三沙市西沙群岛的东部，地理位置约为112°43′—112°45′ E，16°39′—16°41′ N，属热带珊瑚岛，由上升礁及珊瑚、贝壳沙堆积而成。东岛属于热带海洋季风性气候，年平均气温26~27 ℃，热量充足，日照时数长，蒸发量大；雨量充沛，年降雨量在1 500 mm左右，6~11月为雨季，降水多以暴雨形式，降雨量达到了全年降雨量的87%，12月至次年5月干旱少雨，温度相对较低，干湿季分明，季节性干旱现象明显（刘晓东等，2005）。东岛的土壤主要为第四纪的珊瑚、贝壳类形成的碎砂和鸟粪发育而成的富含钙和磷质的石灰土和滨海盐土（邢福武等，1993），保水能力差。

东岛是西沙群岛第二大岛，由于较少受到人类活动的干扰，是西沙群岛中植被最好的岛屿，植被覆盖率高达90%，群落类型和植物种类（基本为野生种类）多，优势种主要为白避霜花（*Pisonia grandis*）、草海桐、海岸桐（*Guettarda speciosa*）、银毛树（*Tournefortia argentea*）等（童毅等，2003）。草海桐生长旺盛，主要分布在东岛海边的沙堤上，呈单一物种群落，或与银毛树、长管牵牛（*Ipomoea tuba*）等植物混生（刘晓东等，2005）。

1.2 研究方法

于2016年6月在西沙群岛东岛选取5株原生境下健康的草海桐作为研究对象，采集生长发育良好的成熟叶片和枝条，带回实验室后进行各项指标的测定，同时，采集植物根际土壤（0~20 cm）测定理化性质。

1.2.1 形态解剖学特征

叶片解剖结构：采用常规方法制作叶片切片（梁彦等，2007），在显微镜下观测叶片厚度、栅栏组织和海绵组织的厚度，并测量气孔的大小和密度，计算气孔面积指数=气孔密度×（保卫细胞）^{2}。

枝条解剖结构：制作枝条横切面的徒手切片，测量视野内导管数目和导管大小，计算导管管腔直径、导管密度，并计算水力导管直径（Hydraulically weighted vessel diameter）=（$\sum D^4/N$）$^{1/4}$。N指导管数量；D指导管直径。

比叶面积（SLA）的测定：用LI-3000叶面积仪测量植物叶片面积（LA）和鲜重（FW），然后烘干测定干重（DW）。SLA=LA/DW（Gower et al，1999）。计算叶片干物质含量（LDMC）=DW/FW。计算叶片密度（LD）=1/[SLA×叶片厚度]（Zhang et al，2012）。

1.2.2 抗氧化酶活性及抗逆性物质含量的测定

1.2.2.1 抗氧化酶活性的测定

超氧化物歧化酶（SOD）活性：采用氮蓝四唑法测定。称取0.5 g新鲜叶片，加入1.5 mL磷酸缓冲液（pH 7.8）和少量石英砂，冰浴研磨成匀浆，转入离心管中10 000 ×*g*冷冻离心30 min，取上清液进行酶活性测定。通过黄嘌呤及黄嘌呤氧化酶反应系统产生超氧阴离子，可将氮蓝四唑（NBT）还原生成蓝色的甲臜，读取甲臜在560 nm处的吸光值。以在反应体系中抑制百分率为50%时为一个酶活力单位（$U\cdot g^{-1}$）（邹琦，2000）。

过氧化氢酶（CAT）活性：采用紫外吸收法测定。称取0.5 g新鲜叶片，加入1.5 mL 4℃预冷的磷酸缓冲液（pH7.0）和少量石英砂研磨成匀浆，25 mL容量瓶定容后于4℃冰箱中静置10 min，取上清液10 000 ×*g*离心10 min，取上清液进行酶活性测定。过氧化氢（H_2O_2）在240 nm波长下有吸收峰，CAT能分解过氧化氢，可以根据反应溶液的吸光度变化值测定CAT的活性。以每克组织每分钟催化1 nmol H_2O_2降解为一个酶活力单位（$U\cdot g^{-1}$鲜重）（邹琦，2000）。

过氧化物酶（POD）活性：采用愈创木酚显色法测定。取0.5 g新鲜叶片加入1.5 mL磷酸缓冲液于预冷的研钵中研磨成匀浆，10 000 ×*g*离心10 min，上清液转入100 mL容量瓶

中定容，用于酶活性的测定。POD 催化过氧化氢氧化愈创木酚生成的产物在 470 nm 处有最大光吸收。以每分钟内 A_{470} 值变化 0.5 为一个酶活力单位（$U·g^{-1}$ 鲜重）（蔡庆生，2013）。

植物总抗氧化能力（T-AOC）：采用铁离子还原/抗氧化力测定法（FRAP 法）测定。取 0.5 g 新鲜叶片，加入 5mL 蒸馏水研磨，稍沉淀后取 3 mL 于 10 000 ×*g* 4℃离心 10 min，取上清液用于抗氧化能力测定。酸性条件下，Fe^{3+}-三吡啶三吖嗪（TPTZ）可以被还原为 Fe^{2+}-TPTZ，呈蓝色，且在 593 nm 处有最大吸收值。蓝色物质的生成量可反映总抗氧化能力（蔡庆生，2013）。

1.2.2.2 脯氨酸（Pro）含量

采用酸性茚三酮染色法测定。取 0.5 g 新鲜叶片，加入 5 mL 3%的磺基水杨酸溶液，沸水浴提取 10 min，冷却后过滤，用所得滤液进行 Pro 含量的测定。在酸性条件下与茚三酮反应生成的红色化合物在 520 nm 处有最大吸收峰。在一定范围内，Pro 浓度与其吸光度成正比，可从标准曲线查出 Pro 含量（蔡庆生，2013）。

1.2.2.3 脱落酸（ABA）含量

采用高效液相色谱（HPLC）法测定。取新鲜叶片 0.5 g 加入 80%冷甲醛研磨匀浆，4 ℃过夜，残渣用甲醛提取三次，滤液于 50 ℃减压浓缩，蒸发甲醛，水相调至 pH 为 8 后，用石油醚萃取，再将水相 pH 调至 3，用乙醚萃取后蒸干。用乙酸乙酯溶后用薄层色谱（TLC）分离纯化。纯化后的样品用甲醇定容后进行检测。样品在 254 nm 处的吸光值，可转换为 ABA 含量（李秉真等，1992）。

1.2.3 植物叶片营养元素含量及土壤理化性质

将野外采集的样品置于烘箱中 65 ℃烘干，然后磨碎过筛，采用重铬酸钾-硫酸氧化法测定草海桐叶片中的碳含量，靛酚蓝比色法测定氮含量，钼锑抗比色法测定磷含量（Cornelissen et al，2003）。

在每个样地随机选取 4~5 个采样点，采集 0~20 cm 表层土，混合为一个样品并装入密封袋保存。将样品带回实验室后用剔除植物残体、根系等异物，过 2 mm 孔径筛，于室温下自然风干，进行理化性质的测定。

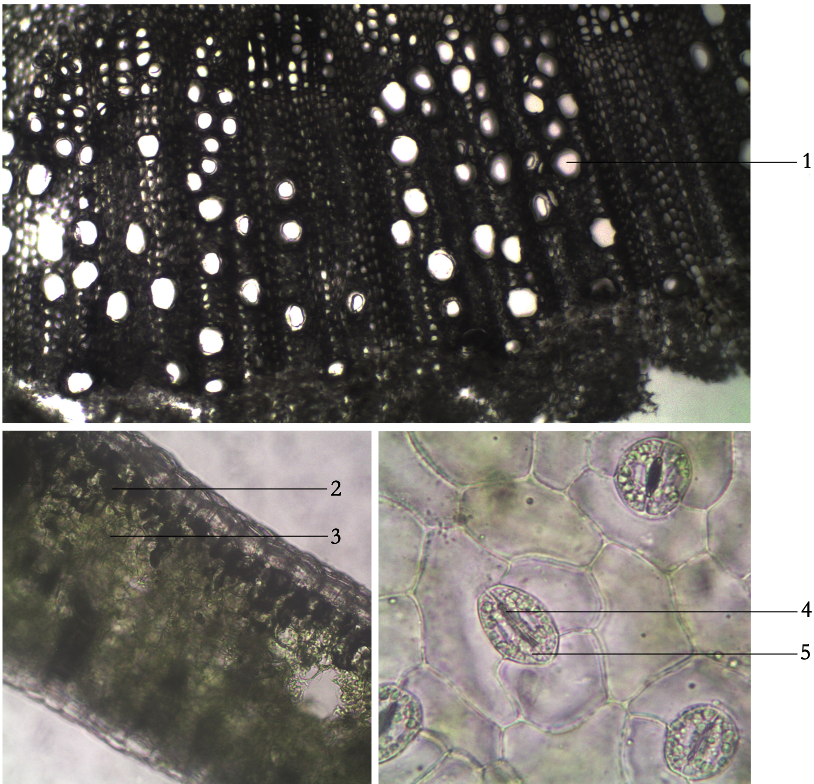
1.3 数据统计与分析

数据整理和图表均采用 Excel 2016 软件进行。

2. 结果与分析

2.1 形态解剖学特征

草海桐的形态解剖学特征如图 2 和表 1 所示。从草海桐叶片的解剖结构（图 2）可以看出，其叶肉内栅栏组织厚度一般，海绵组织较栅栏组织发达，有明显的分化，属于异面叶栅栏组织/海绵组织比值为 0.252。草海桐的叶片厚度、上表皮厚度、比叶面积分别为 316.868 μm、30.128 μm、138.723 $cm^2 \cdot g^{-1}$，叶片厚。气孔保卫细胞长及气孔密度分别为 26.382 μm、19.400 $n \cdot mm^{-2}$，气孔大而少。枝条中导管直径、导管密度分别为 46.177 μm、37.548 $n \cdot mm^{-2}$，导管大且水力导管直径达 29.728 μm，枝条水力导管直径大。



注：1. 导管；2. 栅栏组织；3. 海绵组织；4. 气孔；5. 气孔保卫细胞。

Note：1. Vessel; 2. Palisade tissue; 3. Spongy tissue; 4. Stoma; 5. Stoma guard cell.

图 2 草海桐的解剖结构

Fig.2 Anatomical structure of *Scaevola sericea*

2.2 抗氧化酶活性及抗逆性物质含量

表 1 草海桐的形态解剖学特征

Table1 Morphological and anatomical characteristics of *Scaevola sericea*

指标 Index	数值 Value
平均叶面积 Mean leaf area (cm^2)	86.800 ± 9.935
比叶面积(SLA)Specific leaf area ($cm^2 \cdot g^{-1}$)	138.723 ± 6.107
叶片干物质含量 Leaf dry matter content (%)	18.903 ± 1.157
叶片厚度 Leaf thickness (μm)	316.868 ± 38.960
栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue (μm)	50.408 ± 13.576
海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue (μm)	200.768 ± 22.293
栅栏/海绵 Palisade tissue/spongy tissue	0.252 ± 0.072
上表皮厚度 Epicuticle thickness (μm)	30.128 ± 3.727
叶片密度 Leaf density ($g \cdot cm^{-3}$)	0.143 ± 0.017
气孔保卫细胞长度 Length of stoma guard cell (μm)	26.382 ± 2.171
气孔密度 Stomatal density ($n \cdot mm^{-2}$)	19.400 ± 1.340
导管直径 Vessel diameter (μm)	46.177 ± 18.993
导管密度 Vessel density ($n \cdot mm^{-2}$)	37.548 ± 8.039
水力导管直径 Hydraulically weighted vessel diameter (μm)	29.728

草海桐叶片抗氧化酶活性及各种抗逆性物质含量如表 3 所示。从表中可以看出，草海桐的 SOD 活性、CAT 活性以及 T-AOC 较高，分别为 326.474 $U \cdot g^{-1}$、236.338 $U \cdot g^{-1}$ 和 328.186 $U \cdot g^{-1}$，而 POD 活性一般，仅有 6.127 $U \cdot g^{-1}$，并且，ABA 含量也较高，达 153.994 $\mu g \cdot g^{-1}$，Pro 含量相对较高。

表 3 叶片内抗氧化酶活性及抗逆性物质含量

Table3 Antioxidant enzyme activities and resistant substance contents

指标 Index	数值 Value
超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase (SOD) activity ($U \cdot g^{-1}$)	326.474 ± 38.854
过氧化氢酶活性 Catalase (CAT) activity ($U \cdot g^{-1}$)	236.338 ± 7.073
过氧化物酶活性 Peroxidase (POD) activity ($U \cdot g^{-1}$)	6.127 ± 0.387
总抗氧化能力 Total antioxidant capacity ($U \cdot g^{-1}$)	328.186 ± 12.364
脯氨酸含量 Proline (Pro) content（$\mu g \cdot g^{-1}$）	109.506 ± 3.002
脱落酸含量 Abscisic acid (ABA) content ($\mu g \cdot g^{-1}$)	153.994 ± 7.455

2.3 叶片营养物质含量及土壤理化性质

草海桐的营养物质含量如表 4。叶片中有机碳含量较高，达到了 467.878 $g \cdot kg^{-1}$，全氮及全磷含量分别为 19.556 $g \cdot kg^{-1}$ 和 2.197 $g \cdot kg^{-1}$。草海桐叶片碳氮比及碳磷比达到 23.925 和 212.962，氮磷比仅为 8.901。

表 4 草海桐叶片中的营养物质含量

Table4 Nutrients contents in the leaf of *Scaevola sericea*

指标 Index	数值 Value
叶片总有机碳含量 Total organic carbon content ($g \cdot kg^{-1}$)	467.878

叶片全氮含量 Total nitrogen content (g·kg^{-1})	19.556
叶片全磷含量 Total phosphorus content (g·kg^{-1})	2.197
叶片碳氮比 C/ N ratio	23.925
叶片碳磷比 C/ P ratio	212.962
叶片氮磷比 N/P ratio	8.901

草海桐根际土壤理化性质如表5所示。含水量较低，仅有7.08%，有机碳、全磷、全氮含量分别为3.277%、1.178 mg·kg^{-1}、0.118 mg·kg^{-1}，有机碳含量较高。pH值为8.017，呈微碱性。土壤中钙、镁含量较其他元素高，分别为72.447 g·kg^{-1}、8.430 g·kg^{-1}，而铜含量最低，为24.396 mg·kg^{-1}。

表5 土壤理化性质

Table5 Physical and chemical properties of soil

指标 Index	数值 Value
含水量 Water content (%)	7.080 ± 5.160
有机碳 Oganic carbon (%)	3.277 ± 0.390
pH值 pH value	8.017 ± 0.083
全磷 total phosphorus (mg·kg^{-1})	1.178 ± 0.246
全氮 Total nitrogen (mg·kg^{-1})	0.118 ± 0.017
钾 Potassium (mg·kg^{-1})	526.851 ± 71.149
钙 Calcium (g·kg^{-1})	72.447 ± 6.658
钠 Sodium (mg·kg^{-1})	266.080 ± 53.145
镁 Magnesium (g·kg^{-1})	8.430 ± 0.691
铁 Iron (mg·kg^{-1})	742.734 ± 99.882
锰 Manganese (mg·kg^{-1})	104.141 ± 8.665
锌 Zinc (mg·kg^{-1})	46.453 ± 21.703
铜 Copper (mg·kg^{-1})	24.396 ± 40.806

3. 讨论与结论

3.1 形态解剖学特征

植物在干旱环境中会由于蒸腾作用过多而导致水分亏缺，较厚的叶片可以在一定程度上减少强光造成的伤害，降低水分散失，并提高保水能力。干旱半干旱区的灌木长期适应强光和干旱等环境，叶片逐渐形成相应的形态结构，其叶片厚度范围在107.63~323.00 μm，叶片上表皮平均厚度为14.74 μm（潘昕等，2015）。草海桐通常生长在滨海无遮挡的空旷沙滩上，光照强烈，温度高，土壤含水量低，但其叶片及上表皮细胞的厚度相较于青藏高原抗旱性最强的俄罗斯大果沙棘（*Hippophae rhamnoides*）要厚，说明草海桐具有良好的抗旱性，能够适应热带海岛高温干旱的环境，是典型的阳生植物。

草海桐叶片稍肉质，叶肉中栅栏组织和海绵组织明显分化，且海绵组织较栅栏组织发达，细胞排列疏松，胞间隙大，具有较大的液泡，能够储藏大量水分，有效防止强光和高温导致的生理性缺水，具备明显的热带旱生植物特点。

气孔是叶片控制气体进出及蒸腾作用的主要部位。对干旱半干旱地区25种灌木的抗旱

性研究显示（潘昕等，2015），唐古特莸（*Caryopteris tangutica*）等灌木的气孔密度范围为 57.27~360.05 n·mm^{-2}，草海桐的气孔密度仅 19.400 n·mm^{-2}，明显较小。相较于蒙古栎（*Quercus mongolica*）等几种阔叶树种（周翠鸣等，2009），草海桐的气孔保卫细胞一般。草海桐叶片较大，但气孔大小一般且密度较小，这样的结构有利于草海桐进行光合作用的同时减少因蒸腾作用导致的水分散失。

根据 Hagen-Poiseuille 定律，其他条件一致时，导水率及导管运输水分能力随导管直径的增大而增大（李娟等，2014）。测量结果显示，草海桐导管直径及水力导管直径分别为 46.177 μm 和 29.728 μm，沙棘（*Hippophae rhamnoides*）等植物导管大小范围在 12.5 μm~62.5 μm，水力导管直径为 26.04 μm（李珊，2013）。相较而言，草海桐导管直径较大，水力导管直径较大。草海桐生长地多为沙滩、石砾地，土壤含水量低且保水能力差，较大的导管使植物水分疏导率高，有效吸收土壤中水分，保证植物体内水分平衡。然而，导管直径越大越容易导致栓塞（Cai & Tyree，2010），因而草海桐通过牺牲部分耐旱能力保证叶片供水充足。

草海桐的形态解剖学特征表明，它可以提高保水能力、减少水分散失，储藏大量水分以避免生理性缺水，表明草海桐是典型的阳生植物，能够很好地适应干旱环境，表现出良好的抗旱性。

3.2 叶片中抗氧化酶活性及抗逆性物质

Pro 是植物蛋白质的主要组成部分，也是渗透调节物质的重要组成部分之一。植物在受到胁迫时，体内会积累大量的游离 Pro，它在一定程度上反映植物受环境胁迫的情况，以及植物对环境胁迫的抵抗能力（张红萍等，2008）。ABA 是重要的植物激素之一，除了可以促进植物叶片衰老脱落、抑制植物生长及种子萌发之外，还对植物抗逆性具有重要意义。当植物受到胁迫时，ABA 含量会显著增加，在缓解渗透胁迫、控制气孔开度、保持水分平衡并诱导 Pro 的大量积累、激活抗氧化酶的活性等方面有着不可或缺的作用（张岩等，2015；吴耀荣和谢旗，2006；许树成等，2008）。实验结果显示，相较于水分胁迫下的甘蔗体内 ABA 含量（李长宁等，2010），草海桐的 ABA 含量较高，这是其对干旱逆境的适应；龙杰超等（2017）对长柱十大功劳（*Mahonia duclouxiana*）进行干旱胁迫处理，发现重度胁迫 14 d 的长柱十大功劳叶片中 Pro 含量达 79.39μg·g^{-1}，是同期对照的 3.5 倍，而草海桐体内游离 Pro 含量达 109.506 μg·g^{-1}，明显较高。这可能是由于草海桐对海岛逆境条件的长期适应使植物体内的 Pro 含量高，有助植物降低细胞渗透势，维持细胞膨压，提高植物抗旱性，以及植物对逆境条件的适应方式及在适应后对 Pro 的再利用（汤章城，1984；任文伟等，2000），或者 Pro 和 ABA 在生理效应上的互补效应有关（王慧春，2013）。

植物在受到环境胁迫时，细胞内会大量积累活性氧，从而引起细胞膜脂过氧化，SOD、CAT 和 POD 可以清除活性氧，从而保护膜系统免受损伤。对阿月浑子（*Pistacia vera*）的研究表明（克热木·伊力等，2004），叶片中的 SOD、CAT、POD 活性会随胁迫的加剧而升高。刘汉玄等（2016）的研究结果显示，严重干旱胁迫的番茄（*Solanum lycopersicum*）抗氧化酶活性较对照组明显增加。相较于处于严重干旱胁迫的番茄，草海桐的 SOD、CAT 活性是其 2 倍，说明草海桐可以通过增加体内抗氧化酶活性清除活性氧以保护细胞膜系统不受损伤，显示草海桐对海岛逆境的适应性及较强的抗逆性。

3.3 叶片营养物质含量及土壤理化性质

C 是构成生物体的骨架，N、P 是植物生长发育所需的大量元素，它们都对植物有着至关重要的作用。全球陆地植物叶片的 C、N、P 含量分别为 464、20.6 和 1.99 g·kg^{-1}（Elser et al，2000）。本研究测得草海桐叶片中总有机碳含量和 P 含量分别为 467.878 g·kg^{-1} 和 2.197 g·kg^{-1}，略高于全球水平，N 含量为 19.556 g·kg^{-1}，较全球水平略低。草海桐叶片的碳氮比（C/N）及碳磷比（C/P）与全球水平相差不大。有研究表明，当氮磷比（N/P）＜14 时，N

限制了植物的生长（张珂等，2014），草海桐的 N/P 比值仅 8.901，说明草海桐的生长受到 N 的限制，这是由草海桐根际土壤中 N 含量较低引起的，然而其叶片中 C、N、P 含量明显高于生长环境，说明草海桐对养分的利用效率较高，可以在贫瘠的环境中很好地生长。

综上所述，草海桐为阳生性植物，对干旱、贫瘠环境有较强的适应能力，在海岛和海岸带防风固沙方面具有良好的开发应用前景，可作为热带珊瑚岛植被恢复的工具种。

参考文献

CAI J, TYREE MT, 2010. The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx [J]. Plant, Cell & Environ, 33(7): 1059-1069.

CAI QS, 2013. Plant physiology test [M]. Beijing: China Agriculture Press. [蔡庆生，2013. 植物生理学实验[M]. 北京：中国农业大学出版社.]

Flora of China Editorial Committee CAS, 2004. Flora Chin [M]. Beijing: Science Press. [中国科学院中国植物志编委会，2004. 中国植物志 [M]. 北京：科学出版社.]

CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Aust J Bot, 51: 335-380.

GUO Y, XIA KF, ZHANG M, et al, 2016. Cloning and sequence analysis of Actin gene fragment of coastal plants Scaevola sericea [J]. Biotech World, (5):39-40. [郭艳，夏快飞，张美，等，2016. 滨海适生植物草海桐Actin基因片段的克隆及序列分析 [J]. 生物技术世界，(5)：39-40.]

ELSER JJ, FAGAN WF, DENNO RF, et al, 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs [J]. Nature, 408(6812): 578-580.

GOWER ST, KUCHARIK CJ, NORMAN JM, 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, f APAR, and net primary production of terrestrial ecosystems [J]. Remote Sens Environ, 70(1): 29-51.

KARIM AL, YUAN L, QIMAN YNS, et al, 2004. Effect of salt tolerance on activity of SOD、CAT、POD of Pistachio [J]. Xinjiang Agr Sci, 41(3):129-134. [克热木·伊力，袁琳，齐曼·尤努斯，等，2004. 盐胁迫对阿月浑子SOD、CAT、POD活性的影响 [J]. 新疆农业科学，41(3)：129-134.]

LI BZ, YI J, FU DY, 1992. Determination of abscisic acid in dormant *Leymus chinensis* seeds by High Performance Liquid Chromatography [J]. Chin J Chromatogr,10(2):123. [李秉真，易津，富东英，1992. 高效液相色谱法测定休眠的羊草种子中脱落酸的含量 [J]. 色谱，10(2)：123.]

LI CN, SRIVASTAVA MK, NONG Q, et al, 2010. Mechanism of tolerance to drought in Sugarcane plant enhanced by foliage dressing of abscisic acid under wanter stress [J]. Acta Agron Sin, 36(5):863-870. [李长宁，Manoj Kumar SRIVASTAVA，农倩，等，2010. 水分胁迫下外源ABA提高甘蔗抗旱性的作用机制 [J]. 作物学报，36(5)：863-870.]

LI M, LIU HX, HUANG CS, et al, 2015. Main volatile chemical constituents and antimicrobial activity of *Scaevola sericea* leaves [J]. Tech & Devel Chem Ind, 44(1):10-14. [李敏，刘红星，黄初升，等，2015. 草海桐叶的主要挥发性化学成分及抑菌活性 [J]. 化工技术与开发，44(1)：10-14.]

LI J, CHEN ZQ, CHU GM, 2014. Vessel characteristic of secondary xylem of two poplars under stress of soil salinity [J].Anhui Agr Sci Bull, 20(7):23-25. [李娟，陈仲权，楚光明，2014. 盐分胁迫对2种杨树次生木质部导管特征的影响 [J]. 安徽农学通报，20(7)：23-25.]

LI S, 2013. Relationship between xylem structures and drought tolerance in three tree species [D]. Yangling: Northwest A&F University. [李姗，2013. 三个树种木质部结构与耐旱性关系研究 [D]. 杨凌：西北农林科技大学.]

LIANG Y, WANG M, GUO J, et al, 2007. Morphologies and structures of seedlings and their phylogenies for three species in three genera of Ranunculaceae [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin,27(7)：1357-1363. [梁彦，汪矛，郭洁，等，2007. 3属3种毛茛科植物幼苗形态结构及其系统演化分析 [J]. 西北植物学报，27(7):1357-1363.]

LIU HX, WU YY, SUN WH, et al, 2016. Effects of drought on photosynthesis and the physiological indices in tomato [J]. Gguihaia, 36(3):303-307. [刘汉玄，吴沿友，孙卫红，等. 干旱对番茄幼苗光合和某些生理指标的影响 [J]. 广西植物，36(3)：303-307.]

LIU XD, SUN LG, ZHAO SP, et al, 2005. Eco-enviromental information recorded in the lake sediments of the Dongdao Island, south China sea [J]. Quaternary Sci, 25(5):574-584. [刘晓东，孙立广，赵三平，等，2005.

南海东岛湖泊沉积物中的生态环境记录 [J]. 第四纪研究，25(5)：574-584.]
LONG JC, XU CG, WEI GY, et al, 2017. Physiological response of Mahonia duclouxiana seedlings to drought stress [J]. Guizhou Agric Sci, 45(3):28-32. [龙杰超，徐传贵，韦贵元，等，2017. 长柱十大功劳植物幼苗对干旱胁迫的生理响应 [J]. 贵州农业科学，45(3)：28-32.]
PAN X, QIU Q, LI JY, et al, 2015. Drought resistance evaluation based on leaf anatomical structures of 25 shrubs on the Tibetan Plateau [J]. J South Chin Agric Univ, 36(2):61-68. [潘昕，邱权，李吉跃，等，2015. 基于叶片解剖结构对青藏高原 25 种灌木的抗旱性评价 [J]. 华南农业大学学报，36(2)：61-68.]
REN WW, QIAN J, MA J, et al, 2000. Comparative study of *Leymus chinensis's* water content and free proline of different geographic populations under the force of different consistency PEG [J]. Acta Ecol Sin, 20(2):349-352. [任文伟，钱吉，马骏，等，2000. 不同地理种群羊草在聚乙二醇胁迫下含水量和游离脯氨酸含量的比较 [J]. 生态学报，20(2)：349-352.]
SU M, HE SN, LI WX, et al, 2016. Systematic position of a rare plant species *Scaevola hainanensis* based on ITS sequence analysis [J]. Acta Sci Nat Univ Sunyatseni(Nat Sci Ed), 55(1):16-23. [粟米，何思宁，李炜曦，等，2016. 珍稀植物海南草海桐基于 ITS 序列分析的系统位置研究 [J]. 中山大学学报（自然科学版），55(1)：16-23.]
TANG ZC, 1984. Proline accumulation of plant under stress and its possible meanings [J]. Plant Physiol Commun, (1): 15-21. [汤章城，1984. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义 [J]. 植物生理学通讯，(1)：15-21.]
TONG Y, JIAN SG, CHEN Q, et al, 2003. Vascular plant diversity of the Paracel Islands, China [J]. Biodivers Sci, 21(3):364-374. [童毅，简曙光，陈权，等，2003. 中国西沙群岛植物多样性 [J]. 生物多样性，21(3)：364-374.]
WANG HC, 2013. Effects of light on proline synthesis and its relationship with ABA under drought stress [D]. Yangzhou: Yangzhou Univ. [王慧春，2013. 干旱胁迫条件下光对脯氨酸合成的影响及其与 ABA 的关系 [D]. 扬州：扬州大学.]
WANG J, 2015. Breeding and mixed planting of local tree species *Calophyllum inophyllum* and *Scaevola sericea* in coastal shelterbelt on Hainan Island [D]. Haikou: Hainan Normal University. [王瑾，2015. 海南岛海岸乡土树种红厚壳、草海桐的育苗和在海防林下混交种植的研究 [D]. 海口：海南师范大学.]
WANG RJ, REN H, 2017. Indigenous plants of south China coastal zone and their utilization for ecological restoration [M].Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press. [王瑞江，任海，2017. 华南海岸带乡土植物及其生态恢复利用 [M]. 广州：广东科技出版社.]
WU YR, XIE Q, 2006. ABA and plant stress response [J]. Chin Bull Bot, 23(5):511-518. [吴耀荣，谢旗，2006. ABA 与植物胁迫抗性 [J]. 植物学通报，23(5)：511-518.]
XING FW, WU DL, LI ZX, et al, 1993. Investigation of plant resources in Xisha Island [J]. J Plant Resour Environ, 2(3):1-6. [邢福武，吴德邻，李泽贤，等，1993. 西沙群岛植物资源调查 [J]. 植物资源与环境，2(3)：1-6.]
XU SC, DING HD, LU R, et al, 2008. Study on effects of ABA in antioxidant defense of plant cells [J]. J Chin Agric Univ, 13(2):11-19. [许树成，丁海东，鲁锐，等，2008. ABA 在植物细胞抗氧化防护过程中的作用 [J]. 中国农业大学学报，13(2)：11-19.]
ZHANG HP, NIU JY, XUAN CX, et al, 2008. Effects of drought stress and rewatering on content of proline and malondiadehyde in pea leaves [J]. J Gansu Agric Univ, 43(5):50-54. [张红萍，牛俊义，轩春香，等，2008. 干旱胁迫及复水对豌豆叶片脯氨酸和丙二醛含量的影响 [J]. 甘肃农业大学学报，43(5)：50-54.]
ZHANG JL, Poorter L, Cao KF, 2012. Productive leaf functional traits of Chinese savanna species [J]. Plant Ecol, 213(9): 1449-1460.
ZHANG K, HE PZ, LI XR, et al, 2014. Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert

plants across the Alashan Desert [J]. Acta Ecol Sin, 34(22):6538-6547. [张珂，何朋珠，李新荣，等，2014. 阿拉善荒漠典型植物叶片C、N、P化学计量特征 [J]. 生态学报，34(22)：6538-6547.]

ZHANG Y, XU X, ZHU YX, et al, 2015. Progress of mechanisms of ABA response to plant salt stress [J]. Chin Agr Sci Bull, 31(24):143-148. [张岩，许兴、朱永兴，等，2015. ABA响应植物盐胁迫的机制研究进展 [J]. 中国农学通报，31(24)：143-148.]

ZHOU CM, CHENG B, WEI X,et al, 2009. Effect of crown position on the leaf anatomical traits and nitrogen content in five broad leaf tree species [J]. Bull Bot Res, 29(4):417-423. [周翠鸣，程冰，卫星，等，2009. 冠层位置对5种阔叶树叶片解剖结构与氮含量的影响 [J]. 植物研究，29(4)：417-423.]

ZOU Q, 2000. Guideline of experiments in plant physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press. [邹琦，2000. 植物生理学实验指导 [M]. 北京：中国农业出版社.]